Les Gonorynchiformes fossiles : distribution et diversité

par

Emmanuel FARA (1), Mireille GAYET (2) & Louis TAVERNE (3)

RÉSUMÉ. - Longtemps placés dans les clupéiformes, les Gonorynchiformes ont rejoint les Ostariophysi au sein desquels ils représentent le groupe-frère des Otophysi. La monophylie du groupe est maintenant bien établie tant par les données morphologiques que moléculaires. De nos jours, quatre familles sont représentées par sept genres (dont cinq d'eau douce) et 35 espèces (dont 28 d'eau douce). Les Gonorynchiformes fossiles sont connus depuis le Crétacé basal (soit 145-140 millions d'années) jusqu'au Miocène basal (soit 23,5-20 millions d'années), et plusieurs taxons ont de grandes extensions temporelles. Ils sont représentés par environ 18 genres et 34 espèces. Avec moins de 50 localités fossiles, les archives paléontologiques des Gonorynchiformes sont relativement pauvres par rapport à celles d'autres groupes d'Ostariophysi. La distribution de ces localités est hétérogène à la fois dans l'espace et dans le temps, mais elle concerne tous les continents. Nous avons mené une analyse exploratoire de la diversité globale par l'utilisation conjointe des approches taxique et phylogénétique. Les résultats montrent que la diversité s'installe au cours du Crétacé ancien et atteint un maximum dans l'intervalle Albien-Cénomanien (110-95 millions d'années). Elle décline ensuite jusqu'à la fin du Crétacé où elle semble se stabiliser. En l'absence de fossiles après le Miocène ancien, la diversité estimée à partir de cette époque reste conjecturale. D'une manière plus générale, notre analyse souligne l'hétérogénéité et la pauvreté du registre fossile des Gonorynchiformes, mais elle montre aussi que les données paléontologiques sont indispensables à la compréhension de l'évolution du groupe dans son ensemble.

ABSTRACT. - Fossil gonorynchiforms: Distribution and diversity.

Among Ostariophysi, gonorynchiform fishes form the sister-group of Otophysi. The monophyly of the clade Gonorynchiformes is now well-established by both molecular and morphological data. There are four extant families, containing seven genera (among which five live in freshwaters) and about 35 species (among which 28 live in freshwaters). Fossil gonorynchiforms are known from the earliest Cretaceous (Berriasian-Valanginian) to the earliest Miocene. To date, the fossil record has yielded only about 18 genera and 34 species, and we provide an updated list of these valid species. A single extant genus is known in the fossil record: *Chanos*. With fewer than 50 known localities, the fossil record of gonorynchiform fishes is relatively poor compared to that of other groups of Ostariophysi (e.g., siluriformes have been reported in more than 500 fossil localities, although they appeared in the Late Cretaceous). We show that the distribution of these localities is heterogeneous in both space and time. For example, more than half of the localities are Cretaceous in age, whereas there is no gonorynchiform-bearing site dated from the last 20 million years. Few phylogenetic studies have included most fossil taxa of the clade Gonorynchiformes, and current debates focus essentially on the identity of basal members and on some intra-clade relationships. The palaeobiogeography of the group is poorly known and was apparently complex. Fossil data are scarce in Asia and Australia, but these two continents will certainly reveal key palaeobiogeographic information in the future. Using both the taxic and phylogenetic approaches, we conducted an exploratory diversity analysis. Results show that gonorynchiform diversity rose during the Early Cretaceous and reached a maximum in the Albian-Cenomanian interval. It then declined towards the end of the Cretaceous, where it seemed to have stabilised. In the absence of fossil after the earliest Miocene, diversity estimates are conjectural for most of the Neogene. Overall, our analysis stresses the heterogeneity and the paucity of the fossil record of gonorynchiform fishes, but it also shows that palaeontological data are essential to the understanding of the evolution of this clade.

Key words. - Teleostei - Gonorynchiformes - Fossil record - Biodiversity - Distribution - Palaeogeography.

Les Gonorynchiformes, définis pour la première fois par Gosline (1960), correspondent au groupe le plus basal des ostariophysaires. Ils furent longtemps placés au sein des Clupéiformes, mais les travaux de Rosen et Greenwood (1970) les rapprochèrent des Otophysi dont ils forment le groupe-frère. La monophylie des Gonorynchiformes est maintenant bien établie, tant par des données morphologiques que moléculaires (Fink et Fink, 1981, 1996 ; Blum, 1991 ; Grande et Poyato-Ariza, 1999 ; Lavoué *et al.*, 2005).

Les représentants actuels du groupe sont distribués dans quatre familles (Chanidae, Gonorynchidae, Kneriidae et Phractolaemidae), sept genres et 35 espèces. La majorité de ces espèces (80%) est dulçaquicole. Leur distribution géographique actuelle est résumée sur la figure 1. La famille des Chanidae n'a qu'un représentant actuel (*Chanos chanos* Forsskål, 1775) qui vit dans la zone tropicale à subtropicale des océans Pacifique et Indien. Cette espèce présente un intérêt économique, notamment en Asie du Sud-Est où elle fait l'objet d'élevages. La famille Gonorynchidae n'a elle aussi qu'un seul représentant actuel, le genre *Gonorynchus*.

(1) UMR 5561, Biogéosciences, Université de Bourgogne, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, FRANCE. [emmanuel.fara@u-bourgogne.fr]

(2) 18 rue Vauban, 69006 Lyon, FRANCE. [gayet.mireille@free.fr]

(3) Résidence "Les Platanes", Boulevard du Souverain 142 (Boîte 8), 1170 Bruxelles, BELGIQUE. [louis.taverne@gmail.com]

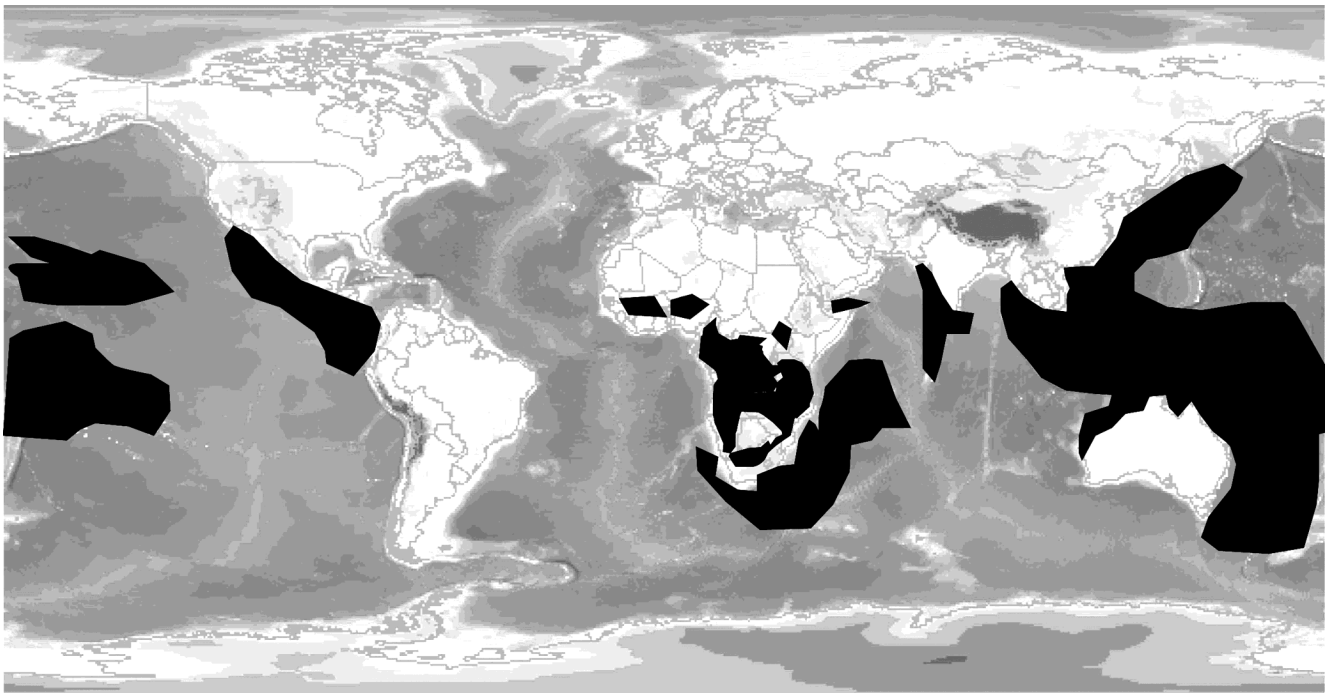


Figure 1. - Distribution géographique des Gonorynchiformes actuels (Sources : Grande, 1999 ; FishBase ver. 02/2006). Les espèces exclusivement dulçaquicoles sont limitées au continent africain. *[Geographical distribution of extant gonorynchiforms (based on Grande, 1999; FishBase ver. 02/2006). Fully freshwater species are found in Africa only.]*

Ce genre contient au moins cinq espèces dont les représentants vivent dans les eaux profondes indo-pacifiques (Grande, 1999). Enfin, les familles Phractolaemidae (*Phractolaemus*) et Kneriidae (*Cromeria, Grasseichthys, Kneria* et *Parakneria*) sont cantonnées aux eaux douces du continent africain. Ces taxons dulçaquicoles ne sont pas connus dans le registre fossile, et l'évolution de certains d'entres eux est marquée par des processus pédomorphiques (Grande, 1994).

Parmi les genres actuels de Gonorynchiformes, seul *Chanos* est connu dans les archives paléontologiques. Cependant, le registre fossile a livré de nombreuses autres espèces qui ont jalonné l'histoire évolutive du groupe et qui font l'objet de la présente note.

LES ESPÈCES FOSSILES

Cuvier (*in* Cuvier et Brongniart, 1822) fut le premier à remarquer la similitude existant entre des restes fossiles cénozoïques du Bassin de Paris et le genre actuel *Gonorynchus*. Depuis cette époque, notre connaissance des Gonorynchiformes fossiles et de leur systématique a beaucoup progressé (par exemple Fink et Fink, 1981, 1996 ; Gayet, 1993 ; Taverne, 1997, 1998 ; Grande, 1996 ; Davis et Martill, 1999 ; Poyato-Ariza et Grande, 1999), même si de nombreux travaux anciens sont toujours en attente d'une révision critique. La liste des espèces fossiles de Gonorynchiformes que nous considérons comme valides est présentée ci-dessous. La révision systématique sur laquelle repose cette liste est détaillée dans un autre travail (Fara *et al.*, sous presse).

Liste des espèces valides de Gonorynchiformes fossiles :

†*Aethalionopsis robustus* (Traquair, 1911)
†*Apulichthys gayeti* Taverne, 1997
†*Chanos brevis* Heckel, 1854
†*Chanos compressus* Stinton, 1977
†*Chanos forcipatus* Kner & Steindachner, 1863
†*Chanos leopoldi* (Costa, 1860)
†*Chanos torosus* Danil'chenko, 1968
†*Chanos zignoi* Kner & Steindachner, 1863
†*Charitopsis spinosus* Gayet, 1993a
†*Charitosomus formosus* Von der Marck, 1885
†*Charitosomus lineolatus* (Pictet & Humbert, 1866)
†*Charitosomus major* Woodward, 1901
†*Coelogaster leptostea* (Eastman, 1905)
†*Dastilbe crandalli* Jordan, 1910
†*Dastilbe moraesi* Santos, 1955
†*Gordichthys conquensis* Poyato-Ariza, 1994
†*Hakeliosomus hakelensis* (Davis, 1887)
†*Halecopsis insignis* (Delvaux & Ortlieb, 1888)
†*Judeichthys haasi* Gayet, 1985
†*Lecceichthys wautyi* Taverne, 1998
†*Neohalecopsis striatus* (Weiler, 1920)
†*Notogoneus alsheimensis* (Weiler, 1942)
†*Notogoneus cuvieri* (Agassiz, 1844)

†*Notogoneus fusiformis* Schwarzhans, 1994
†*Notogoneus gracilis* Sytchevskaya, 1986
†*Notogoneus longiceps* (Meyer, 1848)
†*Notogoneus montanensis* Grande & Grande, 1999
†*Notogoneus osculus* Cope, 1886
†*Notogoneus parvus* Hills, 1934
†*Notogoneus squammosseus* (Blainville, 1818)
†*Parachanos aethiopicus* (Weiler, 1922)
†*Ramallichthys orientalis* Gayet, 1982
†*Rubiesichthys gregalis* Wenz, 1984
†*Tharrhias araripis* Jordan & Branner, 1908

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

Les Gonorynchiformes fossiles sont connus dans l'intervalle de temps compris entre le Crétacé basal (Berriasien-Valanginien, il y a environ 140 millions d'années) et le Miocène basal (environ 20 millions d'années). Un peu moins de 50 sites paléontologiques sont répertoriés pour ce groupe, ce qui est très faible par rapport à d'autres clades d'ostariophysaires. Par exemple, les Siluriformes sont documentés dans dix fois plus de gisements alors qu'ils n'apparaissent que

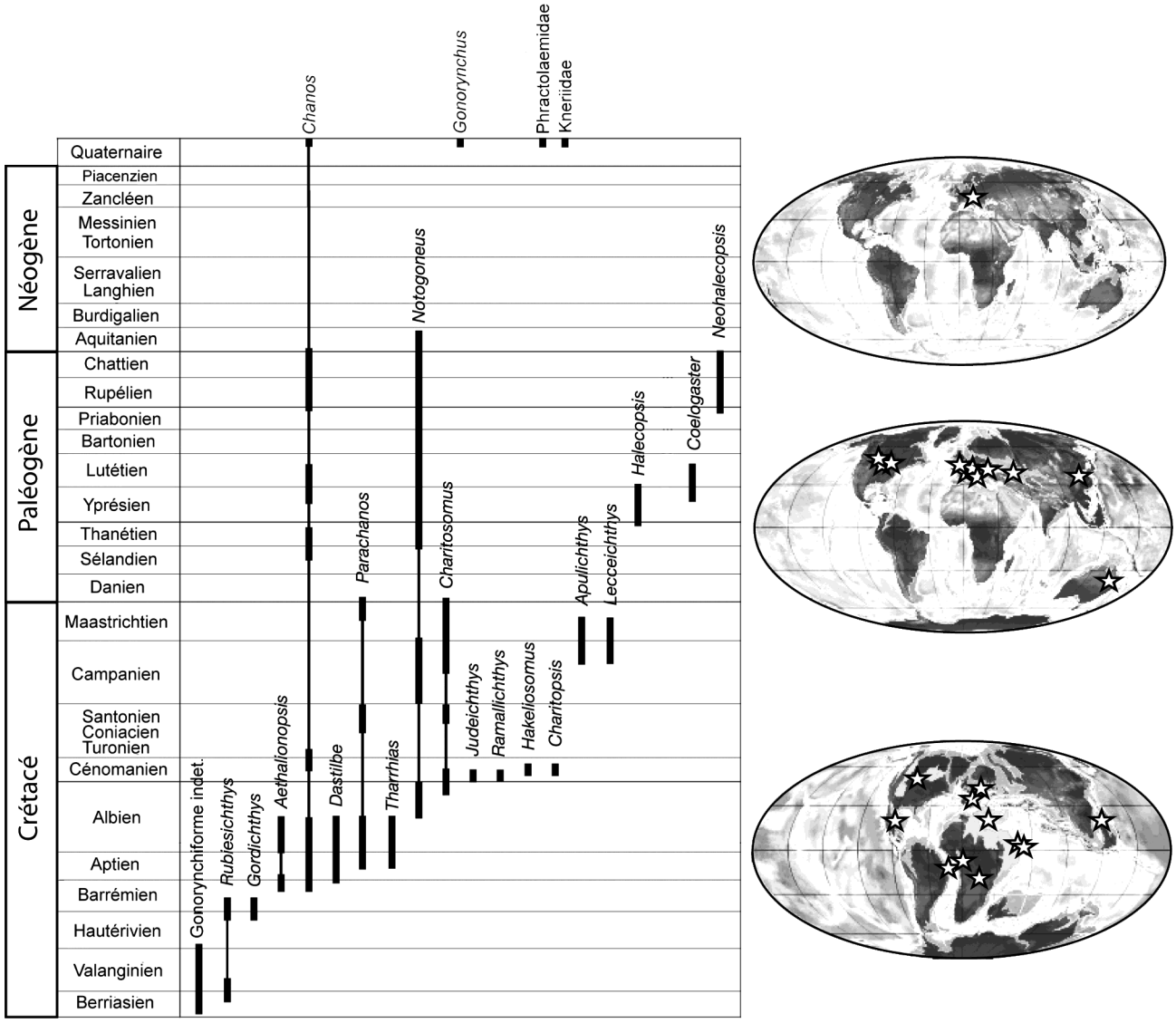


Figure 2. - Distribution spatio-temporelle globale des Gonorynchiformes. Les barres verticales épaisses correspondent aux intervalles de temps effectivement documentés pour chaque genre, en tenant compte de l'incertitude des datations. Les cartes paléogéographiques présentent respectivement, de bas en haut, la distribution des Gonorynchiformes fossiles au Crétacé, au Paléogène et au Néogène. *[Global distribution of gonorynchiforms through space and time. Thick vertical lines indicate time intervals in which each taxon is actually documented, with age uncertainties taken into account. The palaeogeographical maps show, from bottom to top, the distribution of fossil gonorynchiforms in the Cretaceous, Palaeogene, and Neogene.]*

dans le Crétacé supérieur (Gayet et Meunier 2003). Un registre fossile aussi pauvre reflète peut-être la diversité réduite des Gonorynchiformes au cours des temps géologiques, mais il est aussi certainement biaisé par la rareté des spécimens diagnostiqués.

Plus de la moitié des sites connus date du Crétacé, trois sites documentent le Paléocène, sept l'Eocène, dix l'Oligocène, et un seul le Miocène. Aucun gonorynchiforme fossile n'a été trouvé dans l'intervalle de temps compris entre le Miocène inférieur et l'Actuel. La figure 2 récapitule la distribution temporelle et paléogéographique des genres de Gonorynchiformes.

La distribution spatiale des localités ayant livré des Gonorynchiformes fossiles est aussi hétérogène (Fig. 3). Plus de la moitié des sites sont européens et ceux-ci ont livré des taxons très importants à la compréhension de l'évolution de cet ordre, notamment le plus ancien représentant nommé

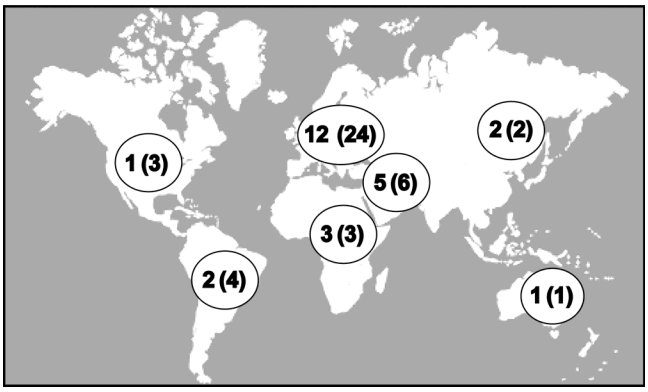


Figure 3. - Hétérogénéité spatiale dans la distribution des Gonorynchiformes fossiles. Le nombre de genres et d'espèces (entre parenthèses) est donné pour chaque continent ainsi que pour le Moyen-Orient. *[Spatial heterogeneity in the distribution of fossil gonorynchiforms. The number of genera and species (in parentheses) is given for each continent and for the Middle East.]*

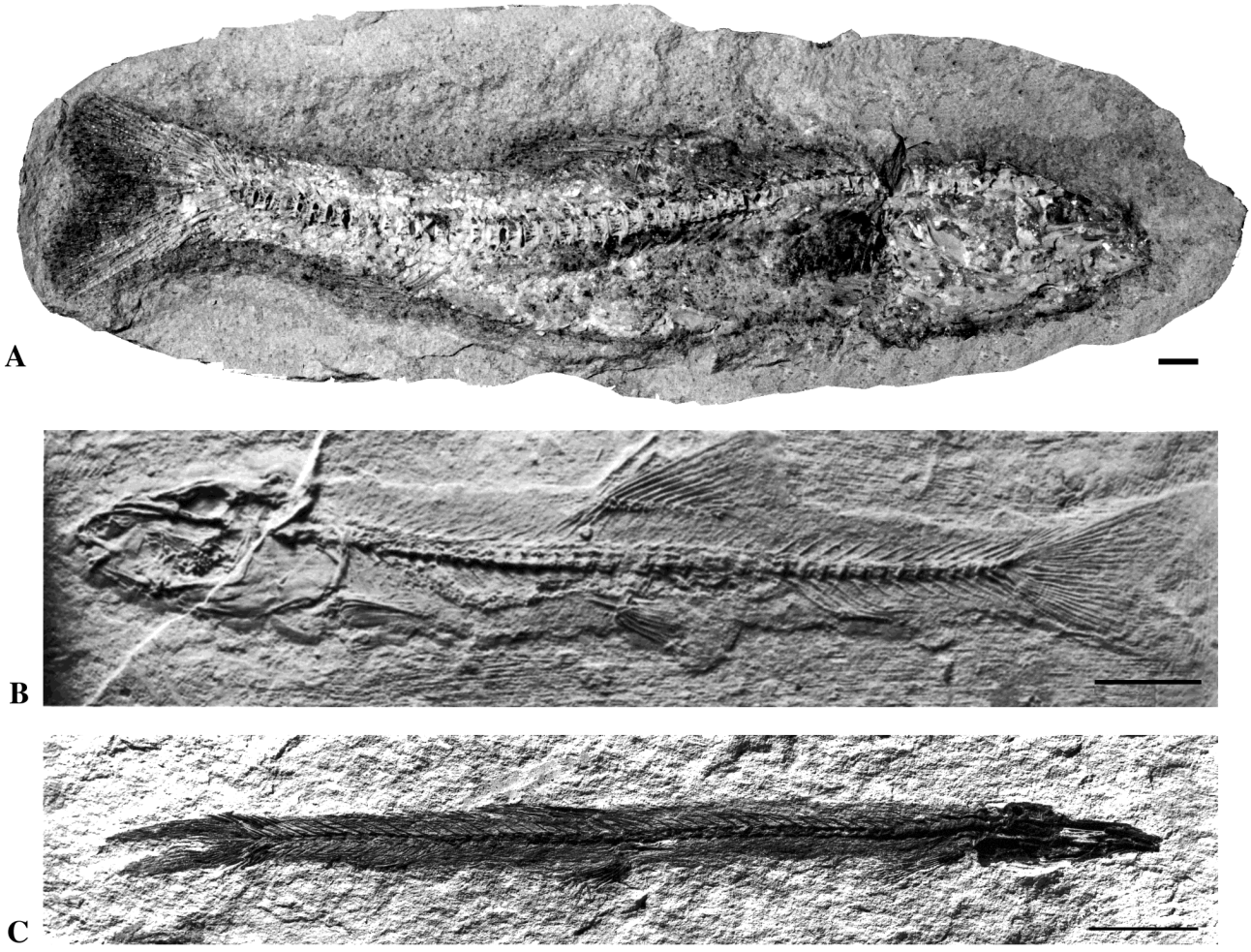


Figure 4. - **A** : Gonorynchiforme *†Tharrhias araripis* issu de la Formation Santana, bassin de l'Araripe (Crétacé inférieur, nord-est du Brésil) ; **B** : Gonorynchiforme *†Hakeliosomus hakelensis* du Cénomanien de Hakel, Liban ; **C** : Gonorynchiforme *†Charitosomus lineolatus* du Crétacé supérieur de Sahel Alma, Liban ; Echelles = 1 cm. *[**A**: Gonorynchiform* †Tharrhias araripis *from the Santana Formation, Araripe Basin (Lower Cretaceous, northeastern Brazil); **B**: Gonorynchiform* †Hakeliosomus hakelensis *from the Upper Cretaceous of Hakel, Lebanon; **C**: Gonorynchiform* †Charitosomus lineolatus *from the Upper Cretaceous of Sahel Alma, Lebanon. Scale bars = 1 cm.]*

du groupe (*†Rubiesichthys*). De plus, toutes les formes fossiles du genre *Chanos* ont été découvertes dans des gisements européens. Les registres fossiles de l'Afrique et de l'Amérique du Sud sont pauvres et n'ont livré qu'une faible diversité taxinomique. Les genres *†Parachanos*, *†Dastilbe* et *†Charitosomus* sont présents dans le Crétacé d'Afrique (certains auteurs ont considéré les deux premiers genres comme synonymes, mais cet avis ne fait pas l'unanimité) et seuls les genres *†Dastilbe* et *†Tharrhias* ont été trouvés en Amérique du Sud. Les sites de ce dernier continent sont en fait tous localisés au Brésil et ils incluent notamment les célèbres gisements crétacés du bassin de l'Araripe (Maisey, 1991; Fara *et al.*, 2005; Fig. 4A). Malheureusement, aucun fossile ne documente l'origine des familles africaines actuelles (Kneriidae et Phractolaemidae).

Le Moyen-Orient compte à lui seul autant de genres et presque autant d'espèces que l'Amérique du Sud et l'Afrique réunies. En fait, seuls quelques gisements exceptionnels en Israël et au Liban (Fig. 4B, C) sont à l'origine de cette apparente diversité.

Le cas de l'Amérique du Nord est intriguant. En effet, seules trois espèces appartenant à un même genre (*†Notogoneus*) sont connues sur ce continent. Étant donné la surface de ce dernier, sa géologie bien établie, l'intensité de l'échantillonnage et le nombre élevé de gisements paléoichtyologiques répertoriés, la faible diversité observée n'est certaine-

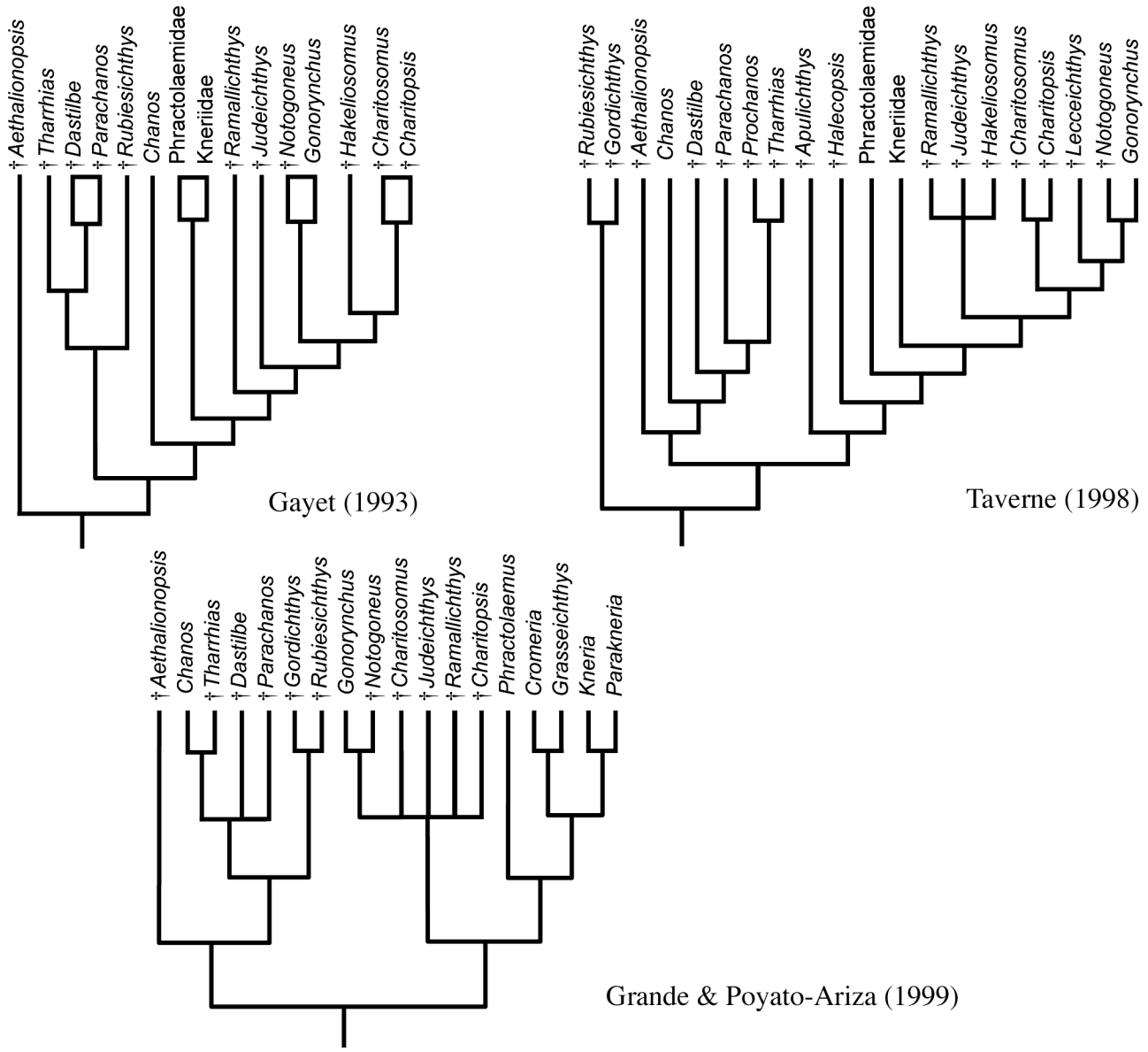


Figure 5. - Exemples de phylogénies globales des Gonorynchiformes incluant les formes fossiles (†). *[Examples of global gonorynchiform phylogenies that include fossil forms (†).]*

ment pas artificielle pour l'intervalle de temps Crétacé-Éocène.

L'Asie et l'Australie ont livré très peu de Gonorynchiformes fossiles, mais les rares spécimens mis au jour sont très intéressants. Ainsi, le plus ancien représentant du groupe pourrait bien être une forme datant du Crétacé basal du Japon et apparemment proche des gonorynchidés.

PHYLOGÉNIE

Très peu d'analyses phylogénétiques ont intégré les représentants fossiles des Gonorynchiformes dans leur ensemble (Fig. 5). L'hypothèse proposée par Gayet (1993) devait être mise à jour après la découverte de nouveaux taxons, tels *†Gordichthys* (Poyato-Ariza, 1994), *†Apulichthys* (Taverne, 1997) et *†Lecceichthys* (Taverne, 1998). Les dernières hypothèses phylogénétiques des formes actuelles et fossiles de Gonorynchiformes sont celles de Taverne (1998) et de Grande et Poyato-Ariza (1999).

Bien que la monophylie des Gonorynchiformes soit bien établie, les débats concernent essentiellement l'identité des membres basaux du groupe, notamment le genre *†Aethalionopsis* du Crétacé inférieur de Belgique (Fink et Fink, 1996 ; Taverne, 1998 ; Grande et Poyato-Ariza, 1999). La majorité des auteurs considèrent les genres *Gonorynchus* et *†Notogoneus* comme groupes frères et formant les Gonorynchidae (ou Gonorynchoidei) avec les formes du Crétacé du Moyen-Orient (*†Ramallichthys*, *†Judeichthys*, *†Charitosomus* et *†Charitopsis*).

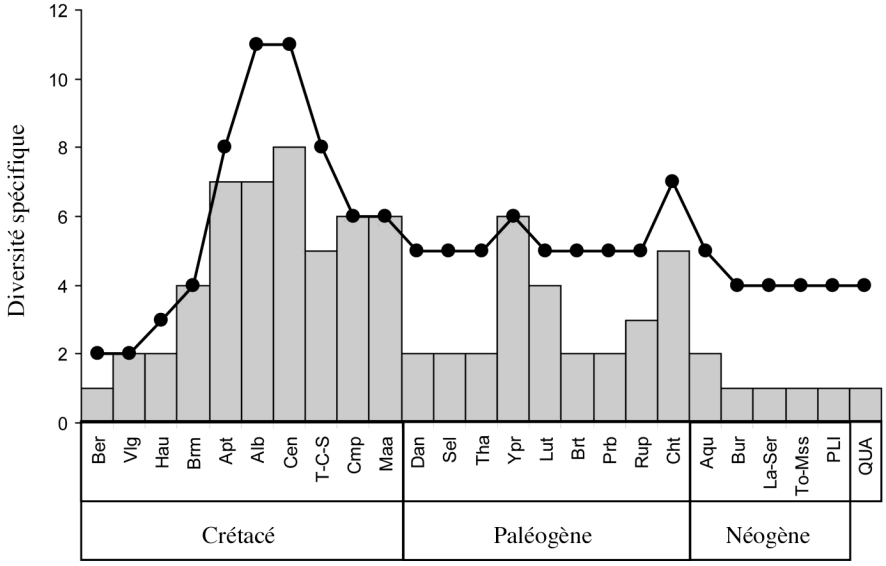
La majorité des études ostéologiques (Gayet, 1993 ; Fink et Fink 1996 ; Taverne, 1997, 1998 ; Grande et Poyato-Ariza, 1999), incluant ou non les formes fossiles, suggèrent pour les taxons actuels des relations de parenté du type (*Chanos*(*Gonorynchus*(Phractolaemidae+Kneriidae))). Cependant, cette topologie se confronte aux résultats d'une étude récente des mitogénomes où l'arrangement (*Gonorynchus*(*Chanos*(Phractolaemidae+Kneriidae))) a été trouvé (Lavoué *et al.*, 2005). Ainsi, et malgré les progrès réalisés lors des deux dernières décennies, les relations intraclades des Gonorynchiformes restent encore problématiques.

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE ET DIVERSITÉ

En l'absence de relations de parenté établies avec précision, que peut-on dire de la diversité et de l'histoire biogéographique des Gonorynchiformes ?

Grande (1999) a exploré ce deuxième aspect en employant l'hypothèse phylogénétique de Grande et Poyato-Ariza (1999). Ses résultats suggèrent une histoire biogéographique complexe résultant de plusieurs événements de vicariance et de dispersion. Par exemple, la distribution de *†Dastilbe* et de *†Parachanos* (Afrique de l'Ouest et Brésil)

Figure 6. - Diversité spécifique globale des Gonorynchiformes au cours des temps géologiques. L'histogramme correspond à la diversité estimée par l'approche taxique. La méthode d'estimation de la diversité spécifique minimale donne des résultats très similaires. La courbe correspond à la diversité estimée par l'approche phylogénétique et sur la base des relations de parenté proposées par Taverne (1998). Les abréviations des âges géologiques sont ceux de Harland *et al.* (1990), sauf dans les cas suivants: T-C-S = Turonien-Coniacien-Santonien; La-Ser, Langhien-Serravallien ; To-Mss, Tortonien-Messinien, PLI, Pliocène; QUA, Quaternaire. *[Global species diversity of gonorynchiform fishes through geological times. The histogram corresponds to the diversity estimated with the taxic approach. The method estimating minimal species diversity yields similar results. The curve represents diversity estimated with the phylogenetic approach and based on the relationships proposed by Taverne (1998). Geological stage abbreviations are from Harland* et al. *(1990), except in the following cases: T-C-S = Turonian-Coniacian-Santonian; La-Ser, Langhian-Serravallian; To-Mss, Tortonian-Messinian, PLI, Pliocene; QUA, Quaternary.]*



témoigne d'événements liés à l'ouverture de l'Atlantique Sud à la fin du Crétacé ancien (Grande, 1999 ; Maisey, 2000). De plus, il n'existe aucun modèle paléobiogéographique permettant d'expliquer la présence d'une forme dulçaquicole de *Notogoneus* en Australie au passage Paléogène/Néogène. De manière plus générale, il est certain que de nouvelles découvertes en Asie et en Australie apporteront des informations capitales sur la phylogénie et la paléobiogéographie des Gonorynchiformes.

Les problèmes associés à la phylogénie et à un registre fossile pauvre rendent l'estimation de la diversité toute aussi délicate. Nous proposons ici une analyse exploratoire visant à déceler les grands motifs de diversité (et plus précisément de richesse taxinomique) chez les Gonorynchiformes fossiles. Nous avons estimé la diversité en employant l'approche taxique (simple comptage basé sur les étendues temporelles observées ; Levinton, 1988), l'approche phylogénétique (allongement des étendues temporelles basé sur les prédictions d'une hypothèse phylogénétique et en supposant que les groupes frères apparaissent en même temps ; Smith, 1994), et l'approche spécifique minimale (allongement minimal des étendues temporelles à l'aide des spécimens peu diagnostiques et des relations de parenté connues ; Fara, 2004). Dans le cas des Gonorynchiformes, cette dernière approche donne des résultats semblables à ceux de l'approche taxique. Dans le cadre de l'approche phylogénétique, nous nous avons employé pour illustration l'hypothèse de Taverne (1998) et les courbes obtenues sont présentées figure 6.

La diversité spécifique a augmenté au cours du Crétacé ancien pour atteindre un maximum dans l'intervalle Albien-Cénomanien (il y a environ 100 millions d'années), après quoi le nombre d'espèces a diminué au cours du Crétacé récent. Pour le Tertiaire, l'approche taxique montre des variations dues à la relative richesse des niveaux du début de l'Eocène (*Chanos, †Notogoneus, †Halecopsis, †Coelogaster*) et de l'Oligocène (*Chanos, †Notogoneus, †Neohalecopsis*) par rapport aux intervalles adjacents. La dernière présence de *†Notogoneus* dans le Miocène ancien (Aquitanien) laisse une faible diversité des Gonorynchiformes dans le reste du Néogène. Mais cette lecture directe du registre fossile par l'approche taxique est à nuancer par rapport aux résultats de l'approche phylogénétique. En effet, l'intégration des liens de parenté dans le calcul de diversité suggère que cette dernière s'est maintenue à peu près au même niveau depuis le Crétacé récent (Fig. 6). Nous avons également testé l'impact des différences entre plusieurs hypothèses phylogénétiques (Gayet, 1993 ; Taverne, 1998 ; Grande et Poyato-Ariza, 1999) sur les estimations de diversité, et les résultats montrent que cet impact est négligeable (Fara *et al.*, sous presse). Ces méthodes ne peuvent cependant pas corriger le registre fossile restreint des Gonorynchiformes. Même si la reconnaissance des espèces fossiles et actuelles ne repose pas sur les mêmes critères, la diversité actuelle contraste fortement avec celle inférée du registre fossile, suggérant ainsi de sévères lacunes paléontologiques.

CONCLUSIONS

Nos connaissances sur l'évolution des Gonorynchiformes ont beaucoup progressé au cours des deux dernières décennies, et les données paléontologiques ont joué – et vont continuer de jouer – un rôle central dans ce domaine. Cependant, qu'il s'agisse de phylogénie, de diversité ou de paléobiogéographie, les données restent encore trop fragiles et hétérogènes pour tirer des conclusions robustes, si ce n'est qu'une grande diversité et une large distribution caractérisaient les Gonorynchiformes crétacés. Le registre fossile du Tertiaire, notamment en Asie et sur les continents gondwaniens, devra faire l'objet d'une attention particulière afin de venir compléter les données issues des études du génome et du développement.

Remerciements. - E. Fara tient à remercier la Société Française d'Ichtyologie et le comité organisateur pour leur invitation à participer aux RIF 2006 (Troisièmes Rencontres de l'Ichtyologie en France). Cet article est une contribution de l'équipe "Forme-Evolution-Diversité" de l'UMR CNRS 5561-Biogéosciences, Dijon.

RÉFÉRENCES

BLUM S., 1991. - *Dastilbe* Jordan, 1910. *In*: Santana Fossils. An Illustrated Atlas (Maisey J.G., ed.), pp. 274-285. Neptune City, USA: T.F.H. Publications.

CUVIER G. & A. BRONGNIART, 1822. - Description géologique des Environs de Paris. 428 p. Culture et Civilisation, Bruxelles, Belgique.

DAVIS S.P. & D.M. MARTILL, 1999. - The gonorynchiform fish *Dastilbe* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Palaeontol.*, 42: 715-740.

FARA E., 2004. - Estimating minimum global species diversity for groups with a poor fossil record: A case study of Late Jurassic-Eocene lissamphibians. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 207: 59-82.

FARA E., GAYET M. & L. TAVERNE (sous presse). - The fossil record of Gonorynchiformes. *In*: Teleostean Fish Biology; A Comprehensive Examination of Major Taxa (Poyato-Ariza F.J., Grande T. & R. Diogo, eds). Enfield, New Hampshire: Science Publishers Inc.

FARA E., SARAIVA A., CAMPOS D.A., MOREIRA J.K.R., SIEBRA D.C. & A.W.A. KELLNER, 2005. - Controlled excavations in the Romualdo member of the Santana formation (Araripe Basin, Lower Cretaceous, northeastern Brazil): Stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 218: 145-160.

FINK S.V. & W.L. FINK, 1981. - Interrelationships of the Ostariophysan fishes (Teleostei). *J. Linn. Soc. Lond.*, 72: 297-353.

FINK S.V. & W.L. FINK, 1996. - Interrelationships of Ostariophysan fishes (Teleostei). *In*: Interrelationships of Fishes (Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & G.D. Johnson, eds), pp. 209-245. San Diego, California: Academic Press.

GAYET M., 1993. - Relations phylogénétiques des Gonorhynchiformes (Ostariophysi). *Belg. J. Zool.*, 123: 165-192.

GAYET M. & F. MEUNIER, 2003. - Paleontology and palaeobiogeography of catfishes. *In*: Catfishes (Arratia G., Kapoor B.G., Chardon M. & R. Diogo, eds), pp. 491-524. UK, Plymouth: Sci. Publish. Inc.

GOSLINE W.A., 1960. - Contribution toward a classification of modern isospondylous fishes. *Bull. Br. Mus. Natl. Hist., Zool.*, 6: 325-365.

GRANDE T., 1994. - Phylogeny and paedomorphosis in an African family of freshwater fishes (Gonorynchiformes: Kneriidae). *Fieldiana*, 78: 1-20.

GRANDE T., 1996. - The interrelationships of fossil and recent gonorynchid fishes with comments on two Cretaceous taxa from Israel. *In*: Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology (Arratia G. & G. Viohl, eds), pp. 299-318. Germany: Verlag Dr. F. Pfeil.

GRANDE T., 1999. - Distribution patterns and historical biogeography of gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *In*: Mesozoic Fishes 2 - Systematics and Fossil Record (Arratia G. & H.P. Schultze, eds), pp. 425-444. Germany: Verlag Dr. F. Pfeil.

GRANDE T. & F.J. POYATO-ARIZA, 1999. - Phylogenetic relationships of fossil and recent gonorynchiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). *Zool. J. Linn. Soc.*, 125: 197-238.

HARLAND W.B., ARMSTRONG R.L., COX A.V., CRAIG L.E., SMITH A.G. & D.G. SMITH, 1990. - A Geologic Time Scale 1989. 263 p. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

LAVOUÉ S., MIYA M., INOUE J.G., SAITOH K., ISHIGURO N.B. & M. NISHIDA, 2005. - Molecular systematics of the gonorynchiform fishes (Teleostei) based on whole mitogenome sequences: Implications for higher-level relationships within the Otocephala. *Mol. Phyl. Evol.*, 37: 165-77.

LEVINTON J., 1988. - Genetics, Paleontology and Macroevolution. 656 p. Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press.

MAISEY J.G., 1991. - Santana Fossils, an Illustrated Atlas. Neptune City, USA: T.F.H. Publications.

MAISEY J.G,. 2000. - Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cret. Res.*, 21 : 281-314.

POYATO-ARIZA F.J., 1994. - A new Early Cretaceous gonorynchiform fish (Teleostei: Ostariophysi) from Las Hoyas (Cuenca, Spain). *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 164: 1-37.

ROSEN D.E. & P.H. GREENWOOD, 1970. - Origin of the Weberian apparatus and the relationships of the ostariophysan and gonorynchiform fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2428: 1-25.

SMITH A.B., 1994. - Systematics and the Fossil Record: Documenting Evolutionary Patterns. 256 p. Oxford, UK: Blackwell Science.

TAVERNE L., 1997. - Les poissons crétacés de Nardo. 4°. *Apulichthys gayeti* gen. nov., sp. nov. (Teleostei, Ostariophysi, Gonorhynchiformes). *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 21: 401-436.

TAVERNE L., 1998. - Les poissons crétacés de Nardo. 7° *Lecceichthys wautyi* gen. nov., sp. nov. (Teleostei, Ostariophysi, Gonorhynchiformes) et considération sur la phylogénie des Gonorhynchidae. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 22: 291-316.